南方红壤侵蚀区芒萁叶片对微地形的响应

尚艳琼，陈志强*，陈志彪，冯柳俊
（福建师范大学 地理科学学院，湿润亚热带山地生态国家重点实验室培育基地，
福州 350007）

摘要：植物功能性状可反映植物应对环境变化的响应策略。该文以芒萁为对象，主要采用单因素方差与冗余分析，比较了 3 种微地形(沟脊、沟壁、沟底)中环境因子和芒萁叶片功能性状的差异，分析了芒萁对浅沟微地形的响应及其适应策略。结果表明：(1)芒萁叶片功能性状的总体变异程度在 0.05~0.47 之间。叶厚和叶面积均表现为沟底>沟壁>沟脊(P<0.05)；沟壁的叶氮含量显著高于沟脊和沟底；沟脊的叶磷含量显著低于沟壁和沟底；比叶面积和叶碳含量在 3 种微地形间分别无显著差异。(2)沟脊的芒萁通过减小叶面积来降低水分散失进行自我保护，沟壁的芒萁通过增加叶氮含量来提高叶片光合速率促进生长，沟底的芒萁通过增大叶面积来提高光捕获能力促进生长。以上结果表明，由于土壤养分和温湿条件的差异，芒萁通过调节营养物质含量和改变叶片形态以更好的适应环境。

关键词：芒萁，微地形，功能性状，南方红壤侵蚀区

中图分类号： **文献标识码：** 文章编号：

Responses of*Dicranopteris dichotoma* leaves to micro-topography in red soil erosion region of South China

SHANG Yanqiong，CHEN Zhiqiang*，CHEN Zhibiao，FENG Liujun
（*State Key Laboratory Breeding Base of Humid Subtropical Mountain Ecology*, *College of Geographical Sciences*, *Fujian NormalUniversity*, Fuzhou, 350007, China）

Abstract: Plant functional traits can reflect response strategies of plants to environmental changes. In this study, we used a one-way ANOVA and RDA to compare the differences in leaf functional characters of *Dicranopteris dichotoma* in three micro-topographies (ridge, slope and valley of the ephemeral gully) and to analyze the response and adaptation strategy of *D. dichotoma* to shallow trench micro-topography. Our results were as follows: (1) The overall variation degree of leaf functional characters of *D. dichotoma* was between 0.048 and 0.472. Both leaf thickness and leaf area were showed at the order of valley > slope > ridge(P<0.05). The leaf N content at the slope was significantly higher than that at the ridge and valley. The leaf P content was significantly lower at the ridge than at the slope and valley. There was no significant difference in specific leaf area and leaf C content among three micro-topographies. (2) *D.dichotoma* at the ridge reduced water loss to protecte itself by reducing leaf area. *D. dichotoma* at the slope increased the photosynthetic rate of leaves to promote growth by increasing the N content of leaves. *D. dichotoma* at the valley improved light capture ability to promote growth by increasing the leaf area. The above results showed that due to the differences of soil nutrients, temperature and humidity conditions, *D. dichotoma* can achieve better adaption to the environment by adjusting nutrient content and changing leaf morphology.

Key words: *Dicranopteris dichotoma*, micro-topography, functional trait, red soil erosion region of

---

收稿日期：2021-04-07

基金项目：国家自然科学基金（41371512）[Supported by the National Natural Science Foundation of China（41371512）]。

作者简介：尚艳琼（1996- ），硕士研究生，研究方向为植被恢复，(E-mail)2518642584@qq.com。

***通信作者：**陈志强，博士，教授，研究方向为水土保持与生态恢复，(E-mail)soiltuqiang061@163.com。

South China

植物叶片是植物应对环境变化较为敏感的器官，是植物功能性状差异的主要表现单位。植物功能性状的变化通常被描述为营养器官(结构)和生殖器官(结构)间营养元素分配及形态结构的差异（Westoby et al., 2002）。植物通过调节营养物质的分配和浓度改变对资源的利用效率，同时还(或)通过改变叶片的形态特征适应环境变化（施宇等，2011）。植物功能性状在特定地点的分布往往是从大尺度到小尺度层层过滤、多重因子共同作用的结果。大部分研究都证实，在全球尺度或大尺度上，气候因子对植物功能性状的分布起决定性作用（Han et al., 2005；Meng et al., 2009）；在中尺度上，土地利用和干扰起主要作用；而在小尺度或局地范围即微观尺度内，地形因子和土壤因子决定性状的分布（Reich& Oleksyn, 2004；张小芳等，2019）。与宏观尺度相比，小尺度的变化或许能够解释大尺度研究中无法解释的环境过滤效应（Kraft et al., 2008）。在微地形条件下(坡位、坡向等)，光照、热量、土壤养分、水分等条件存在一定差异，导致微气候、微环境的差异，引起植物作出不同响应。目前，有关植物功能性状对环境响应的研究大多集中于大、中尺度（Song et al., 2017），对于局地范围尤其是微尺度下植物功能性状变化的相关研究相对较少，而研究小尺度上微地形对同一物种功能性状的影响，既可以避免种群间遗传差异的影响，也有利于了解植物对异质环境的响应情况及适应策略（Xu et al., 2017），为植物资源保护与恢复提供依据和指导。

芒萁（*Dicranopteris dichotoma* (Thunb.) Bernh.）为里百科(Gleicheniaceae)芒萁属(*Dicranopteris* Bernh.)蕨类植物，耐酸、耐旱、耐瘠薄且适应性强，广泛分布于我国长江以南地区，是亚热带酸性土壤的指示植物，同时也是南方红壤侵蚀区生态恢复的先锋植物。由于红壤侵蚀区土壤较为贫瘠，干热化严重，芒萁多生长于地势低凹或坡地沟底处，改善生境后向外蔓延，形成芒萁斑块（黄美玲，2014）。研究表明地形是影响芒萁分布的重要因素，不同微地形的芒萁具有不同的生长特性。目前，有关芒萁与微地形的研究多集中于芒萁的散布特征（黄美玲，2014；王秋云，2014）、植株养分（鄢新余，2015）等，将芒萁功能性状与环境因子相结合的研究鲜见报道。鉴于此，该文拟通过研究南方红壤侵蚀区芒萁叶片功能性状对微地形的响应，揭示南方红壤侵蚀区芒萁对微地形的响应及试验策略，进而为侵蚀区的生态恢复及水土保持提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

朱溪流域位于福建省长汀县河田镇，该流域属于中亚热带季风性湿润气候，湿热多雨、降雨强度大，主要集中在3—8月，多年平均气温18.3 ℃，年平均降水量为1730.4 mm。该区域以丘陵和山地为主，广泛分布粗晶花岗岩岩体，出露部分风化发育为抗蚀性差的酸性红壤。由于地形地貌的作用以及历史乃至当今人类对土地的不合理利用，该区域一度成为生态脆弱区以及南方主要的红壤侵蚀区（潘宗涛等，2019）。现植被类型多为次生马尾松(*Pinus massoniana* Lamb.)，树种单一，林下灌木主要为散生的轮叶蒲桃(*Syzygium grijsii* (Hance) Merr. et Perry)、黄瑞木(*Adinandra millettii*(Hook. et Arn.) Benth. et Hook. f. ex Hance)等，草类主要为芒萁。

来油坑野外试验区(26°39′43″N、116°28′55″E)是该流域水土流失未治理样地，面积约为820 m^2，高程主要在345~363 m，坡度为0 °~65 °（王秋云，2014）。前期受人为干扰，原生植被遭到严重破坏，水土流失严重，形成数条侵蚀浅沟。现今被作为水土流失对照样地保存下来，近30年来受人为干扰较少。该区域土壤贫瘠，植被种类较为单一，芒萁呈斑块状分布在不同微地形(图1)



图 1　来油坑实景图

Fig.1　Reality image of study area

1.2 样品采集与分析

本研究于 2017 年 10 月在采样地选择 3 条近似平行的芒萁生长沟，按照沟脊、沟壁和沟底 3 种微地形，在每个部位分别选取 3 个采样点，采集 0~20 cm 土层的土样，将土样放入密封袋，同时在生长旺盛的芒萁植株上随机摘取成熟叶片若干放入密封封袋。本实验分别采集土壤分析样品和叶片分析样品 27 个，即 3 种微地形×3 个重复样地×3 个采样点。采用土壤温湿度仪(RR-7125-8, 北京雨根科技有限公司)测量地下 5 cm 温湿度。

叶片带回实验室用电子游标卡尺测量叶片主脉两侧约 0.25 cm 处的厚度，其平均值即叶片厚度(Leaf Thickness, LT)；用叶面积扫描仪(HP Laser Jet pro M1136 MFP)对芒萁叶片进行扫描，再用叶面积分析软件(Image J)提取叶面积(Leaf Area, LA)。将叶片在 105 ℃下杀青 30 分钟，再在 60 ℃下烘干至恒重,称量，得到叶干重(Leaf Dry Weight, LDW)。比叶面积(Specific Leaf Area, SLA)采用如下公式进行计算：

$$\mathrm{SLA} = LA/LDW$$

式中，*SLA* 为比叶面积，$cm^2 \cdot g^{-1}$；*LA* 为叶面积，cm^2；*LDW* 为叶干重，g。

烘干的叶样品粉碎后，叶片碳、氮含量采用植物 C、N 元素分析仪(Vario MAX CN，Elementar, 德国)测定；叶片磷含量用 $HClO_4$-H_2SO_4 消煮后采用流动分析仪(SKalar san++, 荷兰)测定。

土壤带回实验室后去除杂物自然风干粉碎，测定包括 pH、全碳、全氮、全磷共 4 个指标，测定方法为：土壤 pH 值采用水土比为 2.5:1 的水浸电位法测定；全碳、全氮采用土壤 C、N 元素分析仪(Elementar Vario MAX CN)测定；土壤全磷采用 $HClO_4$-H_2SO_4 消煮后采用流动分析仪(SKalar san++，荷兰)测定。

1.3 数据处理

本文利用 Excel 2016 对数据进行统计和预处理，运用 SPSS 22.0 和 Canoco 5 进行分析。3 种微地形中土壤元素含量、计量比和其他环境因子及芒萁功能性状指标比较采用单因素(ANOVA)方差分析，采用最小显著差异法(LSD)进行检验($P<0.05$)。统计图均采用 Origin 2018 绘制。对芒萁叶片功能性状与环境因素进行冗余分析（redundancy, RDA）。

2 结果与分析

2.1 微地形下环境因子的变化特征

研究区的土壤 pH 值在 4.41~4.46 之间，呈酸性，沟底和沟壁之间没有显著性差异($P>0.05$)，但二者显著低于沟脊($P<0.05$)。土壤全 C、全 N、全 P 含量与 C:N、C:P 和 N:P 的均值变化范围分别为 2.7~12.44 $g \cdot kg^{-1}$、0.37~0.71 $g \cdot kg^{-1}$、0.07~0.10 $g \cdot kg^{-1}$ 和 7.41~16.51、36.95~132.66 和 5.13~7.76。

C、N、P、C:N 和 N:P 均表现为沟脊显著低于沟壁和沟底(P<0.05)，沟壁和沟底之间没有显著性差异(P>0.05)。C:P 则呈现沟底显著大于沟壁(P<0.05)，沟壁显著大于沟脊(P<0.05)的特征。地下 5 cm 湿度与温度在 3 种微地形间分别存在显著差异(P<0.05)，自沟脊经沟壁到沟底依次降低(表 1)。

表 1　微地形环境因子特征（平均值±标准差）

Table 1 Micro-environment characteristics in micro-topography (x̄±SD)

因子 Factor	浅沟微地形 Gully micro-topography		
	沟脊 Ridge	沟壁 Slope	沟底 Valley
pH	4.61±0.07a	4.44±0.08b	4.41±0.09b
全碳 Total carbon（$g\cdot kg^{-1}$）	2.70±0.58b	9.77±4.33a	12.14±4.53a
全氮 Total nitrogen（$g\cdot kg^{-1}$）	0.37±0.12b	0.66±0.19a	0.71±0.13a
全磷 Total phosphorus（$g\cdot kg^{-1}$）	0.07±0.01b	0.09±0.02a	0.10±0.01a
C:N	7.41±0.87b	14.01±2.61a	16.51±3.56a
C:P	36.95±7.77c	106.35±15.82b	132.66±32.08a
N:P	5.13±1.61b	7.22±2.12a	7.76±2.10a
地下 5 cm 湿度 Moisture underground 5 cm（%）	8.57±1.33c	18.57±0.92b	19.69±0.82a
地下 5 cm 温度 Temperature underground 5 cm（℃）	28.41±0.60a	27.64±0.64b	26.93±0.62c

注：同一行中的不同小写字母表示差异显著(P< 0.05)。

Note: Different lowercase letters denote significant differences within the same row (P< 0.05).

2.2 微地形下芒萁叶片功能性状的变化特征

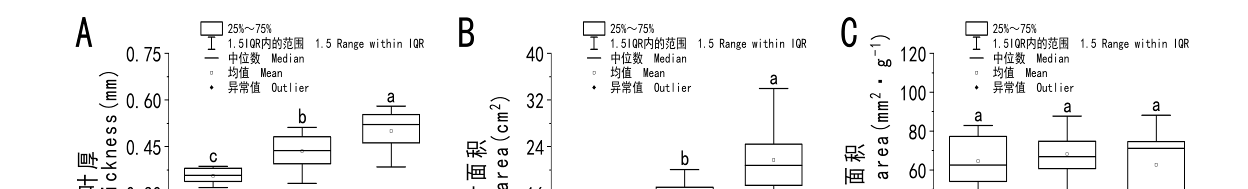
研究区芒萁的 6 种叶片功能性状总体差异较大，变异系数在 0.05~0.47 之间(表 2)。叶面积、比叶面积差异最明显，最小值分别是 5.72 cm^2 和 30.74 $cm^2\cdot g^{-1}$，最大值分别是 33.98 cm^2 和 88.13 $cm^2\cdot g^{-1}$；叶碳含量差异较小。

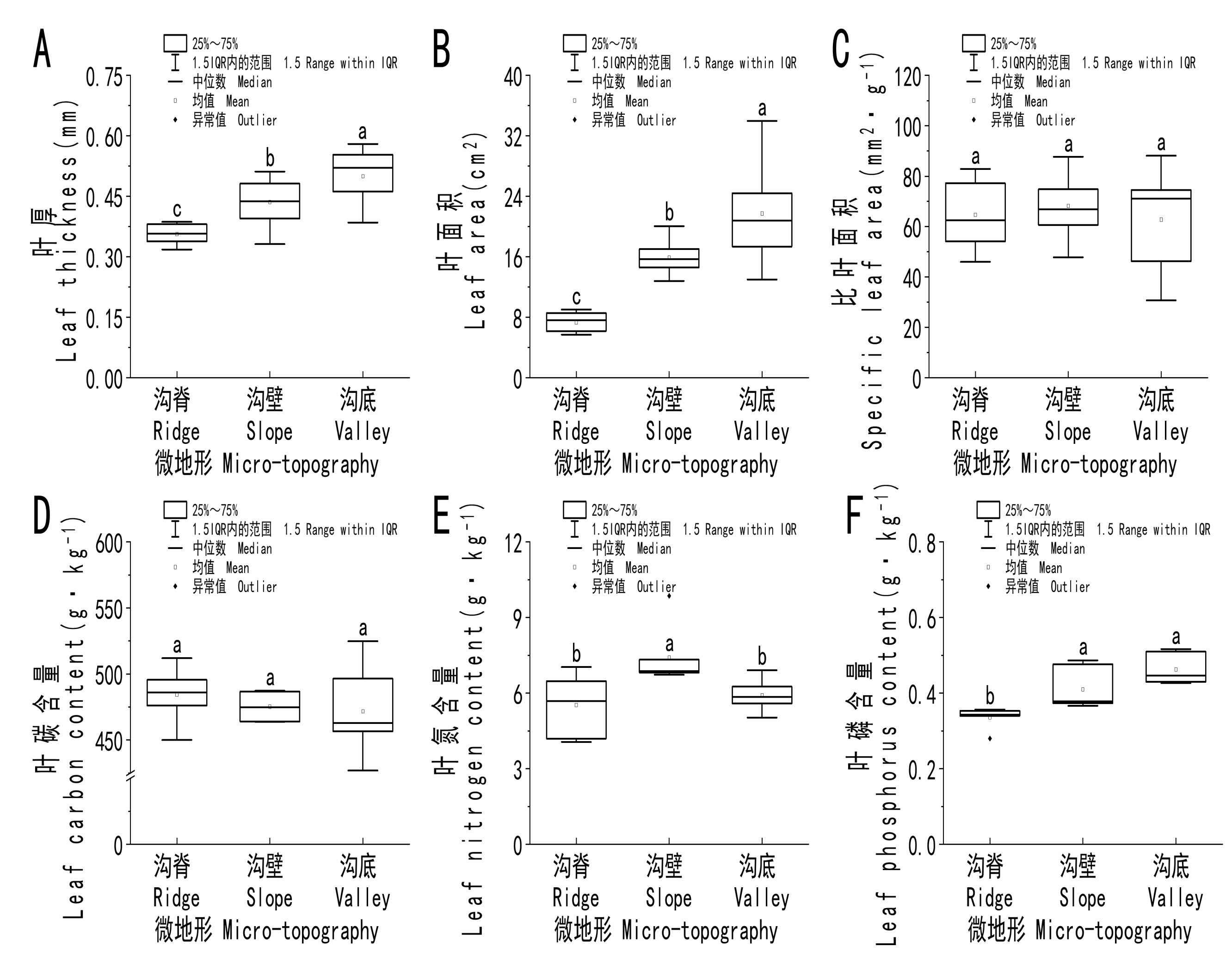
从图 2 中可以看出，芒萁的 LT 和 LA 在 3 种微地形间均差异显著(P<0.05)，呈现出沟底>沟壁>沟底的规律。SLA 和 LCC 在 3 种微地形间没有显著性差异(P>0.05)。沟壁的 LNC 显著高于沟脊和沟底(P<0.05)，沟脊和沟底没有显著性差异(P>0.05)。沟脊的 LPC 含量显著低于沟壁和沟底(P<0.05)，沟壁和沟底没有显著性差异(P>0.05)。

表 2　芒萁叶片功能性状的总体特征

Table 2　General characteristics of *Dicranopteris dichotoma* leaves functional traits

因子 Factor	叶厚度 LT （mm）	叶面积 LA （cm^2）	比叶面积 SLA （$cm^2\cdot g^{-1}$）	叶碳含量 LCC （$g\cdot kg^{-1}$）	叶氮含量 LNC （$g\cdot kg^{-1}$）	叶磷含量 LPC （$g\cdot kg^{-1}$）
最小值 Min	0.32	5.72	30.74	426.87	4.07	0.28
最大值 Max	0.58	33.98	88.13	524.80	9.86	0.52
均值±标准误 x̄±SE	0.43 ±0.00	14.99 ±0.26	65.20 ±0.56	477.11 ±1.28	6.29 ±0.07	0.40 ±0.00
变异系数 CV	0.18	0.47	0.23	0.05	0.21	0.17





A.叶片厚度；**B**.叶片面积；**C**.比叶面积；**D**.叶片碳含量；**E**.叶氮含量；**F**. 叶磷含量。不同小写字母分别表示差异显著(P<0.05)。

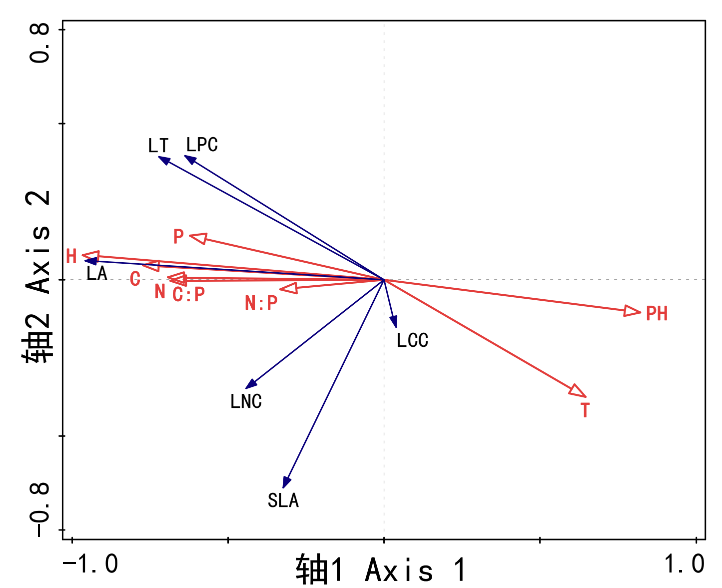
A.Leaf thickness;**B**. Leaf area;**C**. Specific leaf area;**D**. Leaf carbon content;**E**. Leaf nitrogen content;**F**. Leaf phosphorus content. Different lowercase letters denote significant differences (P< 0.05).

图版 I 芒萁叶片功能性状对微地形的响应

Plate I Response of leaf functional traits of *Dicranopteris dichotoma* to micro-topography

2.3 芒萁叶片功能性状与环境因子之间的关系

为了更好地探讨微地形环境因子与芒萁叶片功能性状之间的关系，本研究采用冗余分析(RDA)方法，结果如图 4 所示。第一主轴解释了 70.99%的环境因子对芒萁叶片功能性状影响，第二主轴解释了 8.47%。其中，土壤湿度影响最大，其次是 pH、温度、全碳、全氮等。土壤 pH 与叶面积呈负相关，与叶碳含量呈负相关。土壤碳氮磷含量、C:P、N:P、地下 5cm 湿度与叶面积、叶厚、叶片氮磷含量呈正相关，且相关性大小表现为：叶面积>叶厚>叶氮含量≈叶磷含量。地下 5cm 温度与叶碳含量呈正相关，与叶磷含量、叶厚呈负相关。



LT. 叶片厚度；**LA.** 叶面积；**SLA.** 比叶面积；**LCC.** 叶碳含量；**LNC.**叶氮含量；**LPC.**叶磷含量；**pH.** 土壤酸碱度；**C.** 土壤全碳含量；**N.** 土壤全氮含量；**P.** 土壤全磷含量；**C:P.** 土壤碳磷比；**N:P.**土壤氮磷比；**H.** 地下5cm 湿度；**T.** 地下 5cm 温度。

LT. Leaf thickness;**LA.** Leaf area;**SLA.**Specific leaf area;**LCC.**Leaf carbon content; **LNC.**Leaf nitrogen content; **LPC.** Leaf phosphorus content; **pH.**Soil pH; **C.**Soil carbon content; **N.**Soil nitrogen content; **P.**Soil phosphorus content; **C:P.**Soil carbon to phosphorus ratio; **N:P.** Soil nitrogen to phosphorus ratio; **H.** moisture underground 5 cm; **T.**Temperature underground 5 cm.

图 2　芒萁叶片功能性状与土壤和环境因子的 RDA 约束排序分析图

Fig.2　Biplot of RDA constrained sequencing analysis of leaf functional traits of *Dicranopteris dichotoma* and soil, micro-environment factors

3 讨论

3.1 微地形下环境因子特征变化

微地形的差异易造成其土壤养分、水分含量及土温等外界条件的不同，从而影响植物群落结构、物种组成及植物叶片性状等的变化（刘旻霞等，2017）。本研究中，土壤 pH、养分、碳氮磷比及温湿度在不同微地形间有显著差异(表 1)。各微地形土壤均呈酸性，其中沟底酸性最强，这与曾月娥和陈志强（2018）的研究结果一致。该区域成土母质多为酸性岩，在高温多雨的气候条件下，土壤风化淋溶作用强烈，加之沟底芒萁较多，枯落物在腐化的过程中，产生酸性物质造成表层土壤酸化。

土壤 C、N、P 含量及其生态化学计量特征可以表征土壤有机质的组成和质量，是土壤肥力的重要指标（Tian et al., 2010）。土壤 C、N、P 含量均明显低于中国陆地土壤的平均水平(C(29.51 g·kg^{-1})、N(2.30 g·kg^{-1})、P(0.56 g·kg^{-1}))（Tian et al., 2010），说明该研究区域的土壤比较贫瘠，原因是研究区为红壤侵蚀区，地表植被稀少，养分累积缓慢。土壤养分自沟脊经沟壁到沟底呈现增加趋势，这与朱平宗等（2020）的研究结果一致，这是地形与植被共同作用的结果。曾月娥和陈志强（2018）研究表明，芒萁的生物量自沟脊经沟壁到沟底表现出增加趋势，沟底芒萁能固定更多的养分，并随枯落物与根的分解回归土壤。浅沟不同部位受水流、风等外力侵蚀作用不同，沟脊和沟壁的表层土壤在降雨时发生侵蚀和搬运，而沟底则进行沉积（杨文利等，2018），从而使土壤养分明显好于沟脊。土壤 C:N 可以指示有机质的分解速率和 N 的矿化能力，土壤 C:N 越高，有机质的分解速度越慢，土壤 N 的矿化潜力和供给能力也较差（王绍强和于贵瑞，2008）。本研究中，沟脊土壤 C:N 显著低于沟壁和沟底，且沟脊土壤 C:N(7.41)低于全国平均水平(14.51)，沟

底(16.5)高于全国平均水平，沟壁(14.01)与全国平均水平相似（Zhao et al.，2015），说明沟脊有机质的分解速率高于沟壁和沟底，推测是低密度的芒萁植株使枯落物易于暴露，物理破碎较快。沟壁 C:N 较高可能是芒萁生长大量吸收土壤中的 N 素，导致土壤中 N 素较少，使得 C:N 较大，这与结果分析中沟壁的 LNC 明显高于沟脊和沟底相吻合（图 1）。沟底 C:N 低于沟壁的原因是相对湿热的条件使得土壤动物和微生物量增加，加快植被枯落物的分解速率。土壤 C:P 作为 P 素矿化能力的标志，是衡量土壤矿化作用释放 P 素的一个指标（王绍强和于贵瑞，2008）。本研究区沟脊的 C:P 低于全国平均水平(61.00)（Tian et al.,2010），而沟壁和沟底则高于。芒萁蔓延生长后，枯落物的分解释放了部分 P 素，但 C:P 不降反升，原因可能是植被覆盖更大程度上影响了母质风化。

土壤的温湿条件表现出沟底最佳、沟壁次之，沟脊最差的规律，与曾月娥和陈志强（2018）的研究结论相似。原因是沟底地势偏低形成相对稳定的小气候，空气湿度大且风速偏小，蒸散作用弱，水分散失较少，沟壁的土壤水分受到侧向蒸发的影响，而沟脊受正面和侧面双向蒸发影响，蒸散作用强，温度和水分散失较多。

综合分析环境因子表明，浅沟不同微地形的环境条件优劣表现为沟底>沟壁>沟，因而芒萁的生长状况也与此相对应，芒萁为多年生根状茎克隆植物，沟底定植的芒萁随着生境的改善向沟壁蔓延生长，而沟脊更为恶劣的条件使芒萁蔓延受阻，往往只能零星分布。

3.2 微地形对芒萁叶片功能性状的影响

叶片 C、N、P、LT、LA、SLA 等在大尺度不同区域由于水分供应与温度不同而存在分异性（Reich et al., 2004）。而微地形虽然研究尺度较小，但仍存在类似的梯度变化。同时，微地形导致的土壤养分、光照与水分蒸发等环境因素也会对植物生长造成一定的影响，从而使植物随环境的变化展现出相应的适应策略。本研究中，不同微地形中芒萁的叶片功能性状存在差异，说明芒萁在 3 种微地形中的适应策略有所不同。

RDA 分析结果很好地表明芒萁叶功能性状与微地形环境因素之间的关系。LT、LA 与土壤湿度呈正相关，与土壤温度呈负相关，其中 LT 与土壤温湿度之间的相关关系与李芳兰和包维楷（2005）的研究结论不同。研究表明，植物可以通过减小叶面积来减少蒸腾造成的水分损失（Picotte et al., 2007）或者增加叶片厚度来增强保水能力（吴林等，2003）。这一不同可能是土壤养分对叶片扩展性生长(如叶片长、宽、面积、厚度)的贡献更大，使其表现出沟底>沟壁>沟底的规律，这同 LT、LA 与土壤 C、N、P 显著正相关相吻合(图 2)，叶厚与叶面积的协调生长抵消了干旱对叶厚的影响，使统计分析结果有别于前人结论。

比叶面积与叶碳含量在 3 种微地形间没有显著性差异，且 SLA 与环境因子的相关性均不明显(图 2)。造成这一结果的原因可能是比叶面积受降水、土壤养分、光照等环境因素的影响，具有很高的环境变异性（宋斌等，2015），C 作为构成植物体内干物质的最主要元素，其来源充足导致种内 LCC 没有表现出显著差异，其含量的细微差别仅仅与生长速率有关即沟脊的芒萁由于环境恶劣生长缓慢。

LNC 与土壤养分呈正相关，但沟壁的芒萁 LNC 显著高于沟底，说明沟壁的芒萁倾向于增加叶氮含量提高最大羧化速率，进而提高叶片光合速率促进生长（闫霜等，2014）。原因是沟壁土壤的 C:N 较沟底低，土壤有机质分解较快，土壤 N 的矿化和供给能力较高，加之沟壁芒萁的植株密度较低，且高低错落，光照利用率高，芒萁不需要投资过多的生物量到叶面积中提高光捕获能力。而沟底的芒萁在 LNC 显著低于沟壁的情况下，LA 显著大于沟壁，通过增大叶面积来提高叶片光捕获能力，促进生长。究其原因是沟底水分条件较好，土壤 P 含量相对较高，且 pH 显著影响土壤养分的存在形态和植物养分吸收的有效性（郝瑞军，2014），提高的有效磷含量可以满足叶片细胞分裂增加叶面积时对 P 的需求。

以上研究结果表明，由于微地形的土壤养分与温湿条件等方面的差异，芒萁在 3 种微地形中的适应策略存在差异。沟脊的芒萁通过较小的叶面积来降低水分散失进行自我保护，沟壁的芒萁通过增加叶氮含量来提高叶片光合速率促进生长，沟底的芒萁通过增加叶面积来提高光捕获能力

促进生长。

参考文献：

HAN WX, FANG JY, GUO DL, et al., 2005. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China[J]. New Phytol, 168(2): 377-385.

HAO RJ, 2014. Analysis and evaluation of soil fertility characteristics of Shanghai urban green area[J]. Acta Agric Shanghai, 30(1): 79-84.[郝瑞军，2014. 上海城市绿地土壤肥力特征分析与评价[J]. 上海农业学报，30(1)：79-84.]

HUANG ML, 2014. Dispersal characteristics of *Dicranopteris dichotoma* and soil fertility response on red soil erosion area in the southern China[D]. Fuzhou: Fujian Normal University：19-23.[黄美玲，2014. 南方红壤侵蚀区芒萁的散布特征及土壤肥力响应[D]. 福州：福建师范大学：19-23.]

KRAFT NJB, VALENCIA R, ACKERLY DD, 2008. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest[J]. Science, 322(5901): 580-582.

LI FL, BAO WK, 2005. Responses of the morphological and anatomical structure of the plant leaf to environmental change[J]. Chin Bull Bot, 22(S1): 118-127.[李芳兰，包维楷. 植物叶片形态解剖结构对环境变化的响应与适应[J]. 植物学通报，22(S1)：118-127.]

LIU MX, CHE YD, LI LR, et al., 2017. Redundancy analysis of leaf traits and environmental factors of alpine meadow in southern Gansu Province [J]. Chin J Ecol, 36(9): 2473-2480.[刘旻霞，车应弟，李俐蓉，等，2017. 甘南高寒草甸微地形上植物叶片特征与环境因子的冗余分析[J]. 生态学杂志，36(9)：2473-2480.]

MENG TT, NI J, HARRISON SP, 2009. Plant morphometric traits and climate gradients in northern China: a meta-analysis using quadrat and flora data[J]. Ann Bot, 104(6): 1217-1229.

PAN ZT, CHEN ZQ, CHEN ZB, et al., 2019. Bioavailability of rare earth elements in surface soil and migration, absorption characteristics of *Dicranopteris dichotoma* in ion-adsorption rare earth mining areas (southern China)[J]. Chin Rare-Earths, 40(1): 1-13.[潘宗涛，陈志强，陈志彪等，2019. 南方离子吸附型稀土矿区表层土壤稀土有效性及芒萁稀土元素迁移、吸收特征[J]. 稀土，40（1）：1-13.]

PICOTTE JJ, ROSENTHAL DM, RHODE JM, et al., 2007. Plastic responses to temporal variation in moisture availability: Consequences for water use efficiency and plant performance[J]. Oecologia, 153(4): 821-832.

REICH PB, OLEKSYN J, 2004. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude[J]. Proc Nat Acad Sci USA, 101(30): 11001-11006.

SHI Y, WEN ZM, GONG SH, 2011. Comparisons of relationships between leaf and fine root traits in hilly area of the Loess Plateau, Yanhe River basin, Shanxi Province, China[J]. Acta Ecol Sin, 31(22): 6805-6814.[施宇，温仲明，龚时慧，2011. 黄土丘陵区植物叶片与细根功能性状关系及其变化[J]. 生态学报，31(22)：6805-6814.]

SONG B,ZHANG Y,WANG DX,et al., 2015. Drought resistance on anatomical structure of the leaves of 22 urban forest plants in Xining[J]. J NW For Univ, 30(5): 68-74.[宋斌，张义，王得祥，等，2015. 西宁市 22 种城市森林植物叶片解剖结构的抗旱性分析[J]. 西北林学院学报，30(5)：68-74.]

SONG HJ, XU YD, HAO J, et al., 2017. Investigating distribution pattern of species in a warm-temperate conifer-broadleaved-mixed forest in China for sustainably utilizing forest and soils[J]. Sci Total Environ, 578: 81-89.

TIAN HQ, CHEN GS, ZHANG C, et al., 2010. Pattern and variation of C:N:P ratios in China's soils: a synthesis of observational data[J]. Biogeochemistry, 98(1-3): 139-151.

WANG QY, 2014. Analysis on relation of *Dicranopteris dichotoma* growth and micro-environmental factors in serious degraded area of southern red soil region[D]. Fuzhou: Fujian Normal University: 40-43.[王秋云，2014．南方红壤严重退化区芒萁生长与微环境因子关系分析[D]．福州：福建师范大学：40-43.]

WANG SQ, YU GR, 2008. Ecological stoichiometry characteristics of ecosystem carbon, nitrogen and phosphorus elements[J]. Acta Ecol Sin, 28(8): 3937-3947.[王绍强，于贵瑞，2008．生态系统碳氮磷元素的生态化学计量学特征[J]．生态学报，28(8)：3937-3947.]

WESTOBY M, FALSTER DS, MOLES AT, et al., 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species[J]. Ann Rev Ecol Evol Syst, 33(1): 125-159.

WU L,HUO Y,NIE XL,et al.,2003. Studies on leaf tissue parameters and their relations to drought resistance of sea buckthorn[J]. J Jilin Agric Univ, 25(4):390-393.[吴林， 霍焰，聂小兰，等，2003．沙棘叶片组织结构观察及其与抗旱性关系的研究[J]．吉林农业大学学报，25(4)：390-393.]

XU QY, LIU H, YE Q, 2017. Intraspecific variability of ecophysiological traits of four *Magnoliaceae* species growing in two climatic regions in China[J]. Plant Ecol, 218(4): 407-415.

YAN S, ZHANG L, JING YS, et al., 2014. Variations in the relationship between maximum leaf carboxylation rate and leaf nitrogen concentration[J]. Chin J Plant Ecol, 38(6): 640-652.[闫霜，张黎，景元书，等，2014．植物叶片最大羧化速率与叶氮含量关系的变异性[J]．植物生态学报，38(6)：640-652.]

YAN XY, 2015. Growth characteristics of *Dicranopteris dichotoma* and soil nutrient response in eroded red soil region of South China[D]. Fuzhou: Fujian Normal University: 32-34.[鄢新余，2015．南方红壤侵蚀区芒萁生长特征及土壤养分效应[D]．福州：福建师范大学：32-34.]

YANG WL, ZHU PZ, CHENG H,et al.,2018.Spatial difference of soil particle size distribution in an ephemeral gully under *Pinus massoniana* forest[J]. J Soil Water Conserv,32(4): 158-162.[杨文利，朱平宗，程洪，等，2018．马尾松人工林地浅沟表层土壤颗粒的空间分布特征[J]．水土保持学报，32(4)：158-162.]

ZENG YE, CHEN ZQ, 2018. Effects of microtopography on *Dicranopteris dichotoma* growth characteristics and soil fertility in an experiment plot inred soil hilly region of South China[J]. Guihaia, 38(6): 687-695.[曾月娥，陈志强，2018．南方红壤丘陵区微地形对芒萁生长特征及其土壤肥力的影响[J]．广西植物，38(6)：687-695.]

ZHANG XF, LIU XD, CAO JJ, et al., 2019. Characteristics of *Leontopodium leontopodioides* leaf stochiometry with altitude and their relationship with soil nutrients in Qilian mountains, Northwest China[J]. Chin J Appl Ecol, 30(12): 4012-4020.[张小芳，刘贤德，曹建军，等，2019.祁连山不同海拔火绒草叶片生态化学计量特征及其与土壤养分的关系[J]．应用生态学报，30(12)：4012-4020.]

ZHAO FZ, SUN J, REN CJ, et al., 2015. Land use change influences soil C, N, and P stoichiometry under 'Grain-to-Green Program' in China[J]. Sci Rep, 5(10195): 1-10.

ZHU PZ,ZHANG GH,YANG WL,et al.,2020.Characteristics of soil ecological stoichiometry of different vegetation types in ephemeral gully of forestland in red soil region[J]. Res Soil Water Conserv, 27(6): 60-65.[朱平宗，张光辉，杨文利，等，2020．红壤区林地浅沟不同植被类型土壤生态化学计量特征[J]．水土保持研究，27(6)：60-65.]